

УДК 582.26, 547.454

Е.И. ШНЮКОВА, Т.И. МИХАЙЛЮК, Т.М. ДАРИЕНКО, С.Я. КОНДРАТЮК

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
Украина, 01001 Киев, ул. Терещенковская, 2

К ИЗУЧЕНИЮ УГЛЕВОДОВ НАЗЕМНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В результате исследования соотношения разных групп углеводов в клетках распространенных наземных водорослей – *Desmococcus olivaceus* (Pers. ex. Ach.) Laundon, *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born., *Nostoc commune* Vauch., *Gloeocapsa magna* (Bréb.) Kütz. установлено, что основная масса их углеводов сосредоточена в группе запасных и структурных полисахаридов. Фракция низкополимерных сахаров составляет незначительную часть. Сравнение полученных данных с данными об углеводном составе филогенетически близких видов водных водорослей показало, что в клетках зеленых водорослей более половины углеводов сосредоточено в низкополимерной фракции, тогда как у синезеленых водных водорослей картина распределения углеводов близка к наземным водорослям. Высказано предположение о том, что выявленное распределение углеводов в клетках наземных водорослей является приспособлением к неблагоприятным условиям среды, связанным с защитой клеток от высыхания и поддержанием их жизнедеятельности в период анабиоза. Сходное распределение углеводов у наземных и водных синезеленых водорослей, на наш взгляд, связано с высокой пластичностью последних и способностью многих их видов обитать в разнообразных экотопах, от водоемов до сухих скал.

Ключевые слова: наземные водоросли, *Chlorophyta*, *Cyanophyta*, углеводы, *Desmococcus*, *Trentepohlia*, *Nostoc*, *Gloeocapsa*.

Введение

Углеводы являются неотъемлемым компонентом растительных клеток. В то же время, углеводные компоненты водорослей изучены у сравнительно небольшого количества видов. Среди всего разнообразия водорослей углеводы их клеток в основном исследовались у представителей, которые являются источниками полисахаридов, имеющих практическое применение. Так, были изучены глюканы красных и бурых водорослей, являющиеся продуцентами хозяйственно важных веществ – агара, альгиновой кислоты и других компонентов (Percival, 1979; Кизеветтер, 1980; Усов, 1985; Singh et al., 2000), некоторых синезеленых водорослей, являющихся нетрадиционными источниками ценных экзополисахаридов, применяемых в медицинской и пищевой промышленности – видов родов *Spirulina* Turp., *Nostoc* Vauch. (Сакевич, 1985; Filali et al., 1993; Dodds, 1995; De Philippis, Vincenzini, 1998; Шнюкова, 2002; Shnyukova et al., 2002), зеленых микроводорослей, биомасса которых используется в качестве пищевых добавок, корма для животных и т.д. – видов родов *Chlorella* Beijer., *Ankistrodesmus* Corda (Степаненко, 1978; Percival, 1979; Painter, 1983; Morrison, 1986; Rudova et al., 1996). Некоторые группы углеводов были изучены у зеленых морских макроводорослей, что, вероятно, связано с простотой использования их крупных талловод, в то время как в случае с микроводорослями необходимо прежде всего

© Е.И. Шнюкова, Т.И. Михайлюк, Т.М. Дарченко, С.Я. Кондратюк, 2005

искусственно нарастить их биомассу для проведения химических анализов (Судына и др., 1994; Шнюкова, 1994).

Отдельным направлением изучения экзополисахаридов зеленых, синезеленых, некоторых красных и бурых водорослей является определение их роли в сорбции ионов тяжелых металлов и аккумуляровании радиоактивных элементов (Harris, Ramelow, 1990; Карамушка и др., 1991; Sandau et al., 1996; Грузина и др., 2000; Голтвянский, 2002). Выявление некоторых видов водорослей, перспективных в данном отношении, позволит использовать их для очистки вод.

Все больший интерес альгологов, биохимиков, физиологов привлекают наземные водоросли, способные существовать в условиях резких перепадов температур и влажности. Углеводные компоненты их клеток привлекают особое внимание. Они входят в состав клеточных стенок водорослей, выполняющих барьерную функцию, являются основным компонентом слизистых влагалищ, колониальной слизи водорослей, гидрофильные составляющие которых позволяют связывать и запасать воду в засушливые периоды. Продуктами ассимиляции зеленых и синезеленых водорослей – основных представителей аэрофитных и наземных водорослей, также являются углеводы. Поэтому роль углеводов в защите клеток водорослей от неблагоприятных воздействий среды чрезвычайно высока.

Изучались различные группы углеводов в клетках некоторых наземных синезеленых водорослей, в частности видов родов *Nostoc*, *Microcoleus* Desmaz., *Chroococcidiopsis* Geitl., обитающих в песках пустынь, на голых скалах и т.д. (Hill et al., 1994; Grili et al., 1996; Mazor et al., 1996; Shnyukova et al., 2002). В то же время, углеводные компоненты наземных зеленых водорослей, также способных переживать неблагоприятные воздействия среды, до сих пор изучены не были. Не выявлены также общие особенности углеводного состава представителей различных систематических групп наземных водорослей.

Целью нашей работы было изучение соотношения различных в функциональном отношении групп углеводов в клетках наиболее распространенных наземных водорослей, а также выявление особенностей углеводного состава наземных водорослей разных систематических групп.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили 4 вида наземных водорослей: *Desmococcus olivaceus* (Pers. ex. Ach.) Laundon (*Chlorophyta*, *Trebouxiophyceae*), *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born. (*Chlorophyta*, *Ulvophyceae*), *Nostoc commune* Vauch. (*Cyanophyta* / *Cyanoprocarvota*, *Nostocales*), *Gloeocapsa magma* (Brèb.) Kütz. (*Cyanophyta* / *Cyanoprocarvota*, *Chroococcales*). Данные виды относятся к числу наиболее распространенных наземных водорослей, образующим как одновидовые макроскопические разрастания на коре деревьев, камнях, поверхности почвы, так и входящим в состав многовидовых альгогруппировок аэрофитных водорослей (Barkman, 1958; Кондратьева, 1968; Мошкова, 1979; Кондратьева та in., 1984; Ettl, Gärtner, 1995).

Биомасса трех видов водорослей была собрана в природных условиях, одного (*Gloeocapsa magma*) – выращена в условиях лаборатории. Природный

материал зеленых водорослей снимался скальпелем с коры деревьев, на котором водоросли образовывали одновидовые «цветения», макроскопические талломы *Nostoc commune* собирали непосредственно с поверхности почвы. Культура *Gloeocapsa magma*, выделенная с поверхности песчанника, выращивалась на жидкой среде Болда – 3N BBM (Bischoff, Bold, 1963), в стандартных лабораторных условиях, на осветительной установке с люминисцентными лампами ЛБ-40 при 12-часовом чередовании световой и темновой фаз. Характеристика мест отбора природного материала водорослей приведена в табл. 1. Определение водорослей проводили с помощью светового микроскопа Mikmed-2 и стереоскопического микроскопа МБС-10.

Таблица 1. Характеристика мест отбора проб исследованных видов водорослей

Таксон	Место отбора проб	Дата	Субстрат	Вид отобранного материала
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex. Ach.) Laundon	Киев, Шевченковский р-н, дубово-сосновый лес	8.10.2003	Кора <i>Acer negundo</i> L.	Сухой порошок ярко-зеленого цвета
<i>Trentepohlia umbrina</i> (Kütz.) Born.	Киев, Шевченковский р-н, дубово-сосновый лес	13.11.2003	Кора <i>Quercus robur</i> L.	Сухой порошок красно-бурого цвета
<i>Nostoc commune</i> Vauch. (сухой материал)	Черкасская обл., Каневский р-н, Каневский заповедник, о. Круглик, заливной луг	15.06.2003	Поверхность песчаной почвы	Сухие тонкие корки черного цвета
<i>N. commune</i> (влажный материал)	Черкасская обл., Каневский р-н, окрестности Каневского заповедника, обочина дороги вдоль р. Днепр	25.05.2004	Поверхность песчаной почвы	Мягкие слизистые пленки бурозеленого цвета
<i>Gloeocapsa magma</i> (Bréb.) Kütz.	Люксембург, Казематы, пещера с искусственным освещением	11.04.2001	Стены пещеры из песчанника	Бурый порошкообразный налет с доминированием зеленых и синезеленых водорослей

Для определения углеводной составляющей клеток биомассу водорослей центрифугировали, многократно промывая свежей дистиллированной водой, затем разрушали путем растирания и дезинтегрировали в ультразвуковом дезинтеграторе УЗДН-2Т. Различные группы углеводов определяли фракционированием с последовательной экстракцией этанолом, водой, применяя гидролиз с α -амилазой и 5%-й серной кислотой. Количество углеводов определяли спектрофотометрически с использованием антронового метода (Болотова и др., 2001).

Полученные данные по разным группам углеводов наземных водорослей сравнивали с нашими оригинальными данными (частично были опубликованы: Биохимия ..., 1978; Шнюкова, 1990; Shnyukova et al., 2002) по углеводному составу других видов зеленых и синезеленых водорослей, обитающих в водных и наземных экотопах.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований были получены данные по относительному содержанию разных групп углеводов в клетках водорослей, избранных в качестве модельных объектов (табл. 2). Как видно из таблицы, углеводы в клетках данных видов водорослей составляют от 16 до 19% всей сухой массы. Большая их часть (от 60 до 88% их суммы) сосредоточена в группах запасных и структурных полисахаридов и лишь 11-39% приходится на несвязанные низкополимерные углеводы. Наиболее четко это прослеживается на примере *Trentepohlia umbrina*, которая имеет наибольшее относительное количество структурных полисахаридов (11,57% сухой массы, т.е. 61,4% суммы углеводов) и наименьшее – моно- и дисахаридов, а также декстринов и низкополимерных полисахаридов (1,48 и 0,75% сухой биомассы соответственно). Диапазон данных показателей у *Desmococcus olivaceus* и в сухой биомассе *Nostoc commune* оказался меньшим, а у *Gloeocapsa magma* и во влажной биомассе *Nostoc commune* величины содержания разных групп углеводов были еще меньше.

Таблица 2. Содержание углеводных компонентов в клетках изученных наземных водорослей

Таксон	Моно-, дисахариды	Декстрины, низкополимерные полисахариды	Запасные полисахариды	Структурные полисахариды	Сумма углеводов
<i>Desmococcus olivaceus</i>	1,7+0,09 7,4	2,34+0,09 14,9	3,23+0,18 20,6	8,98+0,41 57,1	15,72 100
<i>Trentepohlia umbrina</i>	1,48+0,34 7,8	0,75+0,17 4,0	5,04+0,60 26,8	11,57+1,06 61,4	18,84 100
<i>Nostoc commune</i> (сухой материал)	2,65+0,14 16,5	1,23+0,05 7,6	3,03+0,14 18,8	9,20+0,92 57,1	16,11 100
<i>N. commune</i> (влажный материал)	2,78+0,23 15,4	3,12+0,24 17,2	5,82+0,26 32,1	6,40+0,38 35,3	18,12 100
<i>Gloeocapsa magma</i>	3,62+0,26 23,0	2,61+0,23 16,6	4,36+0,31 27,7	5,14+0,26 32,7	15,73 100

Здесь и в табл. 3: над чертой – % сухой массы, под чертой – % суммы углеводов.

Для того, чтобы определить, является ли такое распределение углеводов в клетках наземных водорослей характерной их особенностью, полученные данные сравнивали с относительным количеством разных групп углеводов в клетках филогенетически близких представителей, обитающих в водоемах (табл. 3). Данные о содержании углеводов в клетках водорослей получены нами при

использовании тех же методик, что и при анализе углеводов наземных водорослей. Это делает их сопоставимыми.

Таблица 3. Содержание углеводных компонентов в клетках филогенетически близких видов водорослей, обитающих в водоемах

Таксон	Моно-, дисахариды	Декстрины, низкополимерные полисахариды	Запасные полисахариды	Структурные полисахариды	Сумма углеводов
<i>Chaetomorpha chlorotica</i>	<u>1.81+0.12</u> 25,9	<u>1.85+0.11</u> 26,5	<u>0.19+0.02</u> 2,7	<u>3.13+0.07</u> 44,9	<u>6.98</u> 100
<i>Enteromorpha linsa</i>	<u>1.65+0.03</u> 8,3	<u>3.25+0.33</u> 42,5	<u>1.75+0.08</u> 9,3	<u>4.75+0.49</u> 39,9	<u>11.40</u> 100
<i>Chlorella vulgaris</i> , штамм 19	<u>4.56+0.02</u> 46,8	<u>0.70+0.33</u> 7,2	<u>1.12+0.31</u> 11,5	<u>3.37+0.02</u> 34,5	<u>9.75</u> 100
<i>Chlorella vulgaris</i> , штамм ПГ	<u>5.56+0.04</u> 65,3	<u>0.50+0.03</u> 5,9	<u>0.87+0.18</u> 10,2	<u>1.59+0.22</u> 18,6	<u>8.52</u> 100
<i>Nostoc muscorum</i>	<u>2.70+0.08</u> 19,1	<u>1.65+0.09</u> 11,7	<u>3.87+0.15</u> 27,3	<u>5.94+0.06</u> 41,9	<u>14.16</u> 100
<i>Aphanizomenon flos-aque</i>	<u>2.61+0.02</u> 14,9	<u>1.84+0.02</u> 10,5	<u>2.11+0.04</u> 12,1	<u>10.94+1.47</u> 62,5	<u>17.50</u> 100
<i>Anabaena hassalii</i>	<u>3.42+0.14</u> 15,9	<u>0.69+0.04</u> 3,2	<u>6.50+0.36</u> 30,1	<u>10.94+0.20</u> 50,8	<u>21.55</u> 100
<i>Synechocystis minuscula</i>	<u>1.43+0.02</u> 8,5	<u>0.67+0.01</u> 4,0	<u>4.43+0.01</u> 26,4	<u>10.26+0.10</u> 61,1	<u>16.79</u> 100
<i>Microcystis aeruginosa</i>	<u>3.18+0.02</u> 22,4	<u>0.53+0.20</u> 3,7	<u>5.03+0.16</u> 35,5	<u>5.44+0.22</u> 38,4	<u>14.18</u> 100

Так, количественное распределение углеводных компонентов в клетках *Trentepohlia umbrina* можно сравнивать с показателями, полученными нами для морских водорослей – *Chaetomorpha chlorotica* (Mont.) Kütz. и *Enteromorpha linsa* (L.) J. Ag., относящихся к тому же классу зеленых водорослей – *Ulvoophyceae* (Мошкова, 1979; Van den Hoek et al., 1995); *Desmococcus olivaceus* – с *Chlorella vulgaris* Beijer., представителя того же класса, *Trebouxiophyceae*, обитающего в разнообразных экологических условиях, в т.ч. в водоемах (Komárek, Fott, 1983; Ettl, Gärtner, 1995); *Nostoc commune* – с представителями порядка *Nostocales* – *Nostoc linkia* (Roth) Born. et Flah. f. *muscorum* (Ag.) Elenk., *Aphanizomenon flos-aque* (L.) Ralfs., *Anabaena hassalii* (Kütz.) Witttr., а *Gloeocapsa magma* – с видами *Chroococcales* – *Synechocystis minuscula* Woronich. и *Microcystis aeruginosa* Kütz., встречающихся в водоемах и наземных местообитаниях (Кондратьева, 1968; Кондратьева та ин., 1984).

У водных представителей ульвофициевых и требуксиофициевых водорослей более 50% суммы углеводов приходится на несвязанные в полимерах моно-, дисахариды, декстрины и низкополимерные полисахариды, 3-12% – на запасные полисахариды и около 18-45% – на структурные (см. табл. 3). Таким образом, это распределение является противоположным распределению углеводов у изученных наземных водорослей. Данные отличия, на наш взгляд, можно

объяснить приспособленностью этих видов водорослей к обитанию в разных экологических условиях.

Структурные полисахариды входят в состав клеточных стенок, которые осуществляют барьерную функцию в клетке, защищая ее от высыхания. Поэтому клеточные стенки многих наземных водорослей, в т.ч. изученных объектов, утолщенные, плотные. Вероятно, в связи с этим большую часть углеводов в клетке составляют структурные полисахариды. Особый, периодичный образ жизни наземных водорослей, т.е. чередование длительных периодов засухи, когда процессы жизнедеятельности у водорослей сведены к минимуму (состояние анабиоза), и коротких влажных периодов активной вегетации, очевидно, обуславливает ориентацию метаболических процессов, связанных с обменом углеводов, в направлении активного синтеза запасных полисахаридов, доля которых у зеленых водорослей составляет 20-27% суммы углеводов. Небольшое относительное количество несвязанных низкополимерных сахаров в клетках наземных водорослей можно объяснить двумя причинами: либо быстрым вовлечением данной фракции в обменные процессы, результатом чего является преобладание пула запасных или структурных полисахаридов, либо несколькими угнетенными процессами фотосинтеза в клетке. Поскольку у водных представителей зеленых водорослей низкополимерная фракция представлена более значительно, очевидно, справедливо и второе предположение, тем более что изученные виды наземных водорослей были собраны для анализа именно в сухом, порожкообразном состоянии, т.е. в период анабиоза.

Данный тезис подтверждают проведенные анализы сухой и влажной биомассы представителя синезеленых наземных водорослей – *Nostoc commune* (см. табл. 2). Во влажном состоянии (период активной вегетации) общая картина распределения углеводов в клетках сохраняется, но количество низкополимерной фракции возрастает, что, вероятно, связано с активацией фотосинтеза и обменных процессов в клетках. Сходная, несколько сглаженная, картина распределения углеводов также наблюдается в клетках *Gloeocapsa magma*, что было отмечено выше. В данном случае для анализа была использована биомасса водоросли, полученная в результате длительного культивирования в лаборатории, т.е. в состоянии активной вегетации.

В то же время, при сравнении относительного количества разных групп углеводов в клетках наземных синезеленых водорослей с близкими им водными представителями, тенденций, выявленных у зеленых водорослей, в целом не прослеживается (см. табл. 3). Независимо от места обитания синезеленых водорослей – в водоемах или наземных условиях, основная часть их углеводов сосредоточена среди запасных и структурных полисахаридов и лишь небольшая доля приходится на низкополимерную фракцию. Большое относительное количество структурных полисахаридов как у наземных, так и у водных представителей синезеленых водорослей, вероятно, объясняется специфической структурой их клеточных стенок, их многослойностью, а также развитыми слизистыми влагаллищами, колониальной слизью, основными компонентами которых являются экзополисахариды. Зеленые и синезеленые водоросли, несмотря на частое произрастание в одних и тех же местообитаниях (в одних и тех же экологических условиях), филогенетически очень далеки друг от друга, являясь представителями разных царств организмов – эвкариот и прокариот. В то же

время, сходное соотношение разных групп углеводов наземных зеленых и синезеленых водорослей с различной экологической приуроченностью может указывать на в чем-то близкие адаптационные механизмы этих совершенно разных по уровню организации водорослей.

На рис. 1 и 2 представлены гистограммы распределения разных групп углеводов в клетках различных представителей наземных и водных зеленых и синезеленых водорослей, построенные на основании наших данных. В целом, зеленые водоросли имеют меньшее количество углеводов в клетках, в среднем около 12% сухой массы, в то время как синезеленые – около 17%. Как видно из рисунков, распределение групп углеводов, выявленное в изученных наземных синезеленых и зеленых водорослей, характерно для разнообразных представителей синезеленых водорослей, как типично водных (планктонных) представителей – *Aphanizomenon flos-aque*, *Anabaena hassalii*, *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl., так и для видов, обитающих как в водных, так и в наземных условиях – представители *Nostoc*, *Phormidium* Kütz., *Synechococcus* Näg. Однако для видов зеленых водорослей, как типично водных – *Chaetomorpha* Kütz., *Enteromorpha* Link., *Ankistrodesmus*, так и видов с более широкой экологической приуроченностью – *Chlorella vulgaris*, характерно более равномерное распределение количества углеводов в клетке, с высокой долей низкополимерной фракции и незначительным количеством запасных полисахаридов.

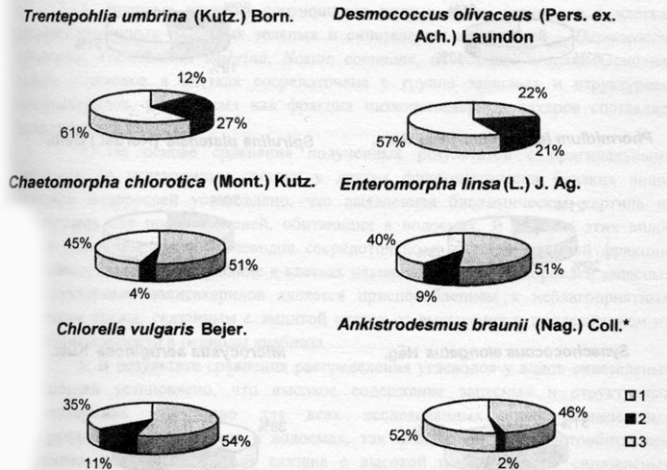


Рис. 1. Гистограммы распределения разных групп углеводов в клетках представителей *Chlorophyta*, обитающих в различных экотопях: 1 – несвязанные моно- и дисахариды, низкополимерные полисахариды; 2 – запасные полисахариды; 3 – структурные полисахариды. (Согласно системе водорослей, принятой в работе «Разнообразие...» (2000), *Ankistrodesmus braunii* (Näg.) Coll. приводится как *Chlorolobion braunii* (Näg.) Kom.-Legn.)

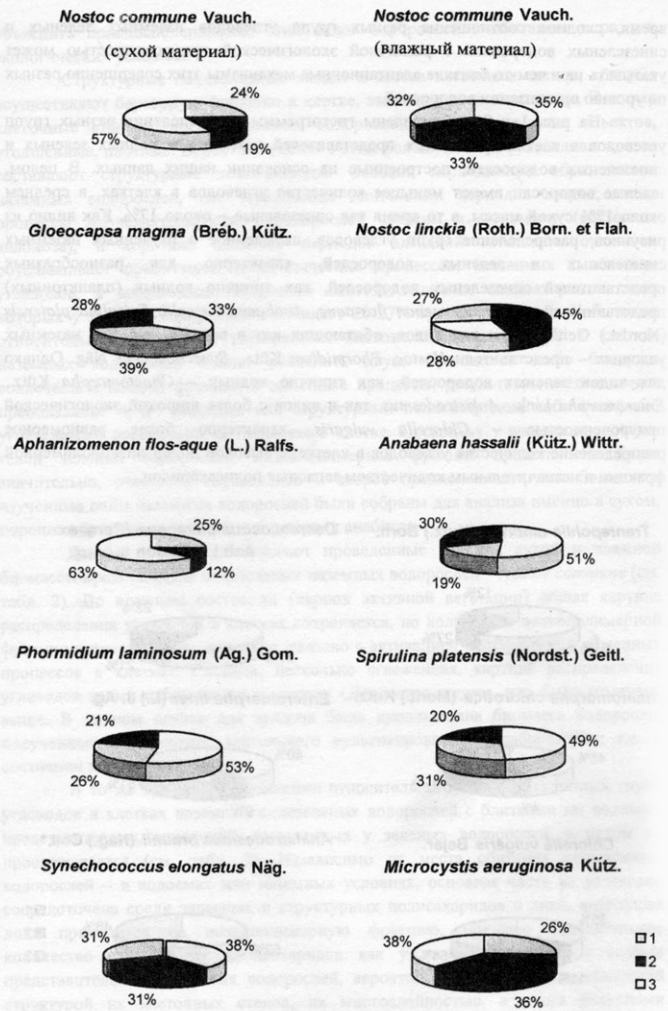


Рис. 2. Гистограммы распределения разных групп углеводов в клетках представителей *Cyanophyta*, обитающих в различных экотопах: 1 – несвязанные моно- и дисахариды, низкополимерные полисахариды; 2 – запасные полисахариды; 3 – структурные полисахариды.

Синезеленые водоросли, в целом, являются более экологически пластичными организмами, чем эвкарнотические водоросли, что связано с их принципиально иной организацией клетки как прокариот. Поэтому многие представители синезеленых водорослей имеют очень широкую экологическую характеристику, развиваясь как в водоемах, так и в почве, а также на поверхности голых скал – виды родов *Nostoc*, *Phormidium*, *Plectonema* Thur., *Schizothrix* (Kütz.) Gom., *Calothrix* (Ag.) V. Poljansk., *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb., *Gleoethece* Näg., *Synechocystis* Sauv., *Microcystis* (Kütz.) Elenk. и др. Подобные примеры среди эвкарнотических водорослей встречаются крайне редко.

Возможно, именно с высокой экологической пластичностью синезеленых водорослей и связано сходное распределение разных групп углеводов в клетках представителей, обитающих в разных экотопах. Различное распределение углеводов у зеленых водорослей, в свою очередь, может указывать на определенную специализацию различных видов к обитанию только в определенных условиях. Сходство картины распределения углеводов в клетках наземных зеленых водорослей и синезеленых водорослей из различных местообитаний, на наш взгляд, является еще одним подтверждением приспособления наземных водорослей к неблагоприятным условиям среды.

Выводы

1. Впервые изучены соотношения разных групп углеводов в клетках распространенных наземных зеленых и синезеленых водорослей – *Desmococcus olivaceus*, *Trentepohlia umbrina*, *Nostoc commune*, *Gloeocapsa magma*. Основная масса углеводов в клетках сосредоточена в группе запасных и структурных полисахаридов, в то время как фракция низкополимерных сахаров составляет незначительную часть.

2. На основе сравнения полученных результатов с оригинальными данными по углеводному составу у других филогенетически близких видов зеленых водорослей установлено, что выявленная биохимическая картина не характерна для представителей, обитающих в водоемах. В клетках этих видов более половины суммы углеводов сосредоточено в низкополимерной фракции. Очевидно, высокое содержание в клетках наземных зеленых водорослей запасных и структурных полисахаридов является приспособлением к неблагоприятным условиям среды, связанным с защитой клеток от высыхания и поддержанием их жизнедеятельности в периоды анабиоза.

3. В результате сравнения распределения углеводов у видов синезеленых водорослей установлено, что высокое содержание запасных и структурных полисахаридов характерно для всех исследованных видов синезеленых водорослей, обитающих как в водоемах, так и во внесводных местообитаниях. Вероятно, подобная ситуация связана с высокой пластичностью синезеленых водорослей и способностью многих их видов обитать в разнообразных экотопах, от водоемов до сухих скал.

4. Соотношение разных групп углеводов в клетках *Nostoc commune* меняется в зависимости от жизненного состояния водоросли. В состоянии анабиоза в клетках *N. commune* низкополимерная фракция углеводов очень

незначительна, в то время как в состоянии активной вегетации соотношения различных групп полисахаридов сходные.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке УНТЦ (грант NN-18(R)).

E.I. Shnyukova, T.I. Mikhailiuk, T.M. Darienko & S.YA. Kondratyuk

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Tereshchenkivska St., 01001 Kiev, Ukraine

CONTRIBUTION TO STUDY OF CARBOHYDRATES IN TERRESTRIAL ALGAE

As a result of study of the ratio of various groups of carbohydrates in cells of widely distributed terrestrial algae *Desmococcus olivaceus* (Pers. ex. Ach.) Laundon, *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born., *Nostoc commune* Vauch., *Gloeocapsa magna* (Bréb.) Kütz. it was revealed that the main part of their carbohydrates are concentrated in the groups of reserve and structural polysaccharides. The fraction of low-polymeric carbohydrates was represented scanty. The comparison of obtained data with information concerning carbohydrates of phylogenetically relative species of aquatic forms has shown that in green algae more than the half of carbohydrates belongs to low-polymeric fraction. In cells of aquatic blue-green algae ratio of carbohydrate groups is similar to those of terrestrial algae. It is supposed that revealed composition of carbohydrates in terrestrial algae helps them in survival in unfavorable environmental conditions; it is related to cell protection against desiccation and supports their vital activity during the period of anabiosis. Similar ratio of carbohydrates in the cells of terrestrial and aquatic blue-green algae, in our opinion, is related to their high plasticity and the ability of a great number of species to inhabit various ecotopes, ranging from water bodies to dry rocks.

Keywords: biochemistry, terrestrial algae, green algae, blue-green algae, carbohydrates, *Desmococcus*, *Trentepohlia*, *Nostoc*, *Gloeocapsa*.

Биохимия синезеленых водорослей / Е.Г. Судьина, Е.И. Шнюкова, Н.В. Костлан и др. – Киев: Наук. думка, 1978. – 261 с.

*Болотова В.И., Саганян Е.И., Лесновская Е.Ч., Пастушенко Ю.В. Спектрофотометрический метод определения содержания полисахаридов в листьях *Tilia cordata* Mill. // Раст. рес. – 2001. – 37, № 3. – С. 109-112.*

Голтявський А.В. Біоаккумуляція іонів металів клітинами зелених водоростей та одержання біомаси, багатой на мікроелементи: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – К., 2002. – 18 с.

*Грузина Т.Г., Степура Л.Г., Балакина М.Н., Ульберг З.Р. *Chlorella vulgaris* Beijer. как биосорбент: биосорбция золота и физиологические принципы регенерации // Альгология. – 2000. – 10, № 1. – С. 36-43.*

*Карамушка В.И., Склярюв А.Г., Грузина Т.Г., Ульберг З.Р. Реакция клеток *Chlorella vulgaris* Beijer. на медь (II) и золото (III) // Там же. – 1991. – 1, № 2 – С. 27-31.*

Кизеветтер И.З. Химический состав и народно-хозяйственное значение промысловых макрофитов морей // Использование биологических ресурсов мирового океана. – М.: Наука, 1980. – 214 с.

*Кондратьева Н.В. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Ч. 2. Клас гормогонісів – *Normonothophyceae* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1. – К.: Наук. думка, 1968. – 524 с.*

- Кондратьева Н.В., Коваленко О.В., Приходькова Л.П. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Ч. 1. Загальна характеристика синьозелених водоростей – *Cyanophyta*. Клас хроококові – *Chroococcophyceae*. Клас хамесифонові – *Chamaesiphonophyceae* // Визначник прісноводних водоростей Української ССР. Вип. I. – К.: Наук. думка, 1984. – 388 с.
- Мошкова Н.О. Улотриусові водорості – *Ulotrichales*. Кладофорові водорості – *Cladophorales* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. VI. – К.: Наук. думка, 1979. – 498 с.
- Разнообразие водорослей Украины / С.П. Вассер, П.М. Царенко // Альгология. – 2000. – 10, № 4. – С. 1-309.
- Сакевич А.И. Экзополисахариды пресноводных водорослей. – К.: Наук. думка, 1985. – 200 с.
- Степаненко Б.Н. Химия и биохимия углеводов. – М.: Высш. школа, 1978. – 256 с.
- Судына Е.Г., Калугина-Гутник А.А. Шнюкова Е.И. и др. Биохимическая характеристика марикультуры *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. и перспективы ее использования // Альгология. – 1994. – 4, № 2. – С. 3-14.
- Усов А.И. Полисахариды красных морских водорослей // Прогресс химии углеводов. – М.: Наука, 1985. – 232 с.
- Шнюкова С.И. Запасні полісахариди зелених водоростей // Укр. бот. журн. – 1990. – 47, № 1. – С. 57-62.
- Шнюкова Е.И. Характеристика запасных полисахаридов *Cyanophyta*, *Rhodophyta*, *Chlorophyta* // Альгология. – 1994. – 4, № 3. – С. 29-38.
- Шнюкова Е.И. Экзополисахариды *Cyanophyta* // Там же. – 2002. – 12, № 1. – С. 34-48.
- Barkman J.J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. – Assen-Netherlands-MCMLXIX, 1958. – 450 p.
- Bischoff H.W., Bold H.C. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species // Phycol. Stud. 4, Univ. Texas Publ., N 6318. – 1963. – P. 1-95.
- De Philippis R., Vincenzini M. Exocellular polysaccharides from cyanobacteria and their possible application // FEMS Microbiol. Rev. – 1998. – 22, N 3. – P. 151-175.
- Dodds W.K., Gudder D.A., Mollenhauer D. The ecology of *Nostoc* // J. Phycol. – 1995. – 31, N 1. – P. 2-18.
- Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. – Stuttgart, Jena; New York: Gustav Fischer Verlag, 1995. – 721 p.
- Filali M.R., Cornet J.F., Fontaine T., Fournet B., Dubertret G. Production, isolation and preliminary characterization of exopolysaccharide of the cyanobacterium *Spirulina platensis* // Biotechnol. Lett. – 1993. – 15. – P. 567-572.
- Grili C.M., Billi D., Friedmann E.I. Effect of desiccation on envelopes of the cyanobacterium *Chroococcidiopsis* sp. (*Chroococcales*) // Eur. J. Phycol. – 1996. – 31, N 1. – P. 97-105.
- Harris P.O., Ramelow G.J. Binding of metal ions by particulate biomass derived from *Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus quadricauda* // Environ. Sci. and Technol. – 1990. – 24, N 2. – P. 220-228.
- Hill D.R., Peat A., Potts M. Biochemistry and structure of the glycan secreted by desiccation-tolerant *Nostoc commune* (*Cyanobacteria*) // Protoplasma. – 1994. – 182, N 3/4. – P. 126-148.
- Komárek, J. Fott, B. Das Phytoplankton des Süßwassers, 7. Teil: *Chlorophyceae* (Grünalgen). Ordnung: *Chlorococcales*. – Die Binnengewässer. Bd. 16. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1983. – 1044 p.
- Mazor G., Kindor G.J., Vonshak A., Abeliovich A. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts // FEMS Microbiol. Ecol. – 1996. – 21, N 2. – P. 121-130.
- Morrison I.M. Plant and algae polysaccharides // Carbohydr. Chem. – 1986. – 15, N 2. – P. 21-69.
- Painter T.J. Algal polysaccharides – The Polysaccharides / Ed. G.O. Aspinall. – New York: Acad. Press, 1983. – V. 2. – P. 195-285.
- Percival E. The polysaccharides of green, red and brown seaweeds: their basic structure, biosynthesis and function // Brit. Phycol. J. – 1979. – 14, N 2. – P. 103-117.

- Rudova T.S., Zhukova O.S., Semenenko V.E. Comparative analysis of activity of carbohydrate secretion in endosymbiotic form *Chlorella* // Ann. Symp. "Phys.-Chem. Basis Plant Physiol." (Penza, Febr. 1996): Abstr. – Pushkino, 1996. – P. 37.
- Sandau E., Sandau P., Pulz O. Heavy metal sorption by microalgae // Acta Biotechnol. – 1996. – 16, N 4. – P. 227-235.
- Shnyukova E.I., Nevo E., Wasser S.P., Zolotareva E.K. Effect of different sources of nitrogen on production of exopolysaccharides from *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flach. (*Cyanophyta*) // Intern. J. on Algae. – 2002. – 4, N 2. – P. 86-98.
- Singh S., Arad S. (Malls), Richmond A. Extracellular polysaccharide production in outdoor mass cultures of *Porphyridium* sp in flat plate glass reactors // J. Appl. Phycol. – 2000. – 12, N 3/5. – P. 269-275.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. Algae. An introduction to phycology. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995. – 623 p.

Получена 03.11.04

Подписал в печать А.И. Божков